

EXTRAIT
DES
ARCHIVES DE BIOLOGIE,

PUBLIÉES PAR

MM. Éd. VAN BENEDEN et CH. VAN BAMBEKE.

Volume I. — 1880.

RECHERCHES
SUR
LE MODE DE DISPARITION DE LA CORDE DORSALE
CHEZ
LES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS;

Par H. LEBOUCC,
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

(Planche XXIX.)

RECHERCHES
SUR
LE MODE DE DISPARITION DE LA CORDE DORSALE
CHEZ
LES VERTÉBRÉS SUPÉRIEURS;

Par H. LEBOUCC,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

(Planche XXIX.)

La corde dorsale, premier rudiment de l'axe squelettique des Vertébrés est essentiellement un organe embryonnaire, disparaissant d'autant plus rapidement et d'une manière d'autant plus complète que l'on s'élève plus haut dans la série. Tandis que chez les Vertébrés inférieurs elle persiste pendant toute la vie, constituant même chez quelques-uns, d'une manière exclusive, la partie axiale du squelette, on voit son importance diminuer à mesure que l'organisation se complique, au point que chez les Vertébrés supérieurs, elle a cessé de se présenter comme organe distinct, à une période assez hâtive de l'évolution embryonnaire. Qu'est-elle devenue à cette époque? A-t-elle disparu simplement par résorption, ou bien persiste-t-il encore des parties dérivées

dans la colonne vertébrale développée? Telle est la question que j'ai tâché de résoudre.

Il n'entrait pas dans mon plan d'étudier l'origine de la corde dorsale ni les premiers stades de son évolution; je n'ai commencé son étude qu'à partir du moment où la colonne est définitivement projetée sous forme de segments cartilagineux destinés à devenir les corps des vertèbres, séparés par des espaces de tissu conjonctif (espaces intervertébraux).

Au stade de développement où commencent mes recherches, la corde existe encore, tant au niveau des corps de vertèbres que des espaces intervertébraux; mais, influencée par les modifications du voisinage, elle change d'aspect, suivant qu'elle traverse la vertèbre proprement dite ou le tissu intervertébral; on peut donc considérer à la corde une portion vertébrale et une portion intervertébrale.

Le segment vertébral de la corde a été peu étudié chez les mammifères. La plupart des auteurs se bornent à signaler sa rapide disparition précédant même, d'après quelques-uns, l'apparition du premier noyau d'ossification de la vertèbre (Gegenbaur (1), O. Schmidt (2)). Il est vrai que H. Müller (3) fit remarquer qu'aux deux extrémités de la colonne (base du crâne, odontoïde, coccyx) la corde persiste plus longtemps au niveau des corps vertébraux que dans le reste de la colonne; Dursy (4) étendit cette observation à toute la hauteur de la colonne. D'après lui, on peut, sur des coupes minces, voir pendant quelque temps la corde, sous forme de cordon cellulaire, traverser le noyau d'ossification (p. 17). Gegenbaur même, malgré la loi générale qu'il avait formulée concernant la disparition précoce du segment vertébral de la corde chez les mammifères, signale exceptionnellement la persistance d'un cordon

(1) GEGENBAUR, *Untersuch. zur vergl. Anatom. der Wirbelsäule*. Leipzig, 1862, p. 67.

(2) O. SCHMIDT, *Handbuch der vergl. Anatomie*, 6^e Aufl. Jena. 1872, p. 286.

(3) H. MÜLLER, *Ueber das Vorkommen von Resten der Chorda dors. beim Menschen*, etc. (Zeitschr. f. rat. Med. 3^e R. Bd II; — 1858.)

(4) E. DURSÝ, *Zur Entwicklungsgesch. des Kopfes*, etc. Tübingen, 1869.

fusiforme granuleux, au centre de la vertèbre déjà calcifiée chez deux embryons de Marsupiaux (1). Il explique ce fait parce que la corde se conserve mieux quand elle est entourée de tissu imprégné de sels calcaires, que lorsqu'elle se trouve plongée au sein du cartilage. Kölliker, qui admet aussi la disparition rapide de la portion vertébrale de la corde, figure sur une coupe transversale de vertèbre de Chat, où la substance fondamentale est déjà calcifiée, la section du segment vertébral de la corde (2).

La partie intervertébrale de la corde chez les mammifères a fait l'objet de recherches plus approfondies. On sait que Luschka le premier a émis l'idée que le noyau pulpeux contenu dans le disque intervertébral chez l'homme était un reste de la corde dorsale (3). Cette opinion est encore généralement admise et se trouve dans le plus grand nombre des traités classiques. Elle fut combattue dans quelques travaux spéciaux, soit directement écrits en vue de déterminer la part qui revient à la corde dans la formation du disque intervertébral, tel est le travail de Heiberg (4); soit traitant la question incidemment, et arrivant aussi à conclure que la corde dorsale n'a aucune part dans la formation du noyau pulpeux du disque. A côté des travaux de H. Müller et Dursy cités plus haut, signalons ceux de Jäger (5), Mihalkovics (6), etc. (Voir la bibliographie dans le travail de L. Löwe : *Zur Kenntniss der Säugethierchorda*; in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI, 1879, p. 597.)

La voie à suivre pour résoudre la question que je m'étais proposée était nettement tracée. Il s'agissait d'étudier le plus

(1) *Loc. cit.*, p. 67. — Note.

(2) *Entwicklungsgeschichte*, 2^e Aufl., fig. 254.

(3) LUSCHKA, *Die Altersveränd. der Zwischenwirbelknorpel* (Virchow's Archiv, IX. p. 511, 1856.)

LUSCHKA, *Die Halbgelenke*, Berlin, 1858, p. 53.

(4) HEIBERG, *Ueber die Zwischenwirbelgelenke und Knochenkerne der Wirbelsäule*, etc. (Schenk's Mittheilungen. II^e Heft. — 1878, p. 119.)

(5) JÄGER, *Das Wirbelkörpergelenk der Vögel*. (Wiener Akad. Sitzungsber., Bd. XXXIII, 1858, p. 527.)

(6) MIHALKOVICS, *Wirbelsäule und Hirnanhang*. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, p. 383, 1875.)

grand nombre de types possible, et surtout d'étudier la même espèce à divers stades de développement. J'ai examiné des séries d'embryons humains, d'embryons de Mouton, de Vache, de Lapin, et divers stades isolés de développement de la Taupe, Rat, Souris, Cochon d'Inde. J'avais primitivement limité mes recherches aux mammifères. Ayant eu ensuite l'occasion d'examiner quelques embryons de Poulet, j'ai signalé également les résultats auxquels je suis arrivé, les mettant en parallèle avec ceux fournis par les mammifères.

Rien de particulier à mentionner au point de vue de la technique. J'ai employé généralement la méthode des coupes transparentes et surtout les séries de coupes successives pratiquées dans la même pièce. Aucun détail ne peut échapper de cette façon. Les pièces ont été traitées par les réactifs ordinaires: décalcifiées par l'acide picrique ou l'acide nitrique d'après le procédé indiqué par Busch (1). Je ne saurais assez recommander cette dernière méthode quand il s'agit de décalcifier des pièces osseuses d'un grand volume. Certaines parties ont été examinées à l'état frais; d'autres après l'action de l'iode ou de l'acide osmique, enfin les préparations décalcifiées par les méthodes ordinaires ont été soumises à l'action de diverses matières colorantes.

§ I.

Les plus jeunes embryons de mammifères que nous ayons examinés au point de vue du sujet qui nous occupe, se trouvaient au stade où une différenciation nette s'était établie entre les corps des vertèbres, encore cartilagineux, et le tissu intervertébral. Les figures 1 et 9 représentent des coupes de colonne à cette époque de développement respectivement chez l'homme (embryon de 2 $\frac{1}{2}$ centimètres [8^{me} semaine]) et chez un ruminant (Vache 3 centimètres).

(1) F. BUSCH, *Zur Technik der mikrosk. Knochenuntersuch.* (Arch. f. mikr. Anat., Bd XIV, p. 480.)

La corde traverse sans interruptions la colonne, elle est rétrécie au niveau des corps de vertèbres, dilatée en fuseau au niveau de chaque segment intervertébral (1). Nous examinerons successivement les particularités que la corde et le tissu péri-chordal présentent dans ce stade.

Sur des coupes parallèles ou perpendiculaires à l'axe de la colonne, la corde présente au niveau du segment intervertébral une couche périphérique formée de cellules serrées les unes contre les autres à la manière des épithéliums (surtout visible fig. 9; dans la figure 1, cette disposition est moins évidente probablement par suite d'altération). Les éléments du centre sont plus lâchement unis, des lacunes se sont formées entre eux. Les cellules de la corde sont granuleuses, renfermant un noyau, et ont assez d'affinité pour les matières colorantes.

Au niveau du segment vertébral, on ne distingue plus deux espèces d'éléments, les cellules qui constituent l'organe à ce niveau ont de l'analogie avec celles qui occupent le centre de la partie renflée; elles sont séparées par des espaces, probablement remplis de liquide.

Les cellules périphériques formant une couche continue au niveau de la dilatation intervertébrale, c'est à ce niveau seulement que, sur les sections transversales de ce stade, se remarque la différence d'aspect de la couche périphérique et centrale de la corde, déjà signalée par Schwann (2). H. Müller (3) explique cette différence d'aspect parce que les cellules du centre de la corde seraient plus claires. Je serais plutôt porté à en chercher

(1) N'ayant pas examiné des embryons aussi jeunes que ceux de Dursy, je n'ai pu contrôler la disposition assez remarquable que cet auteur signale chez un embryon de Vache de 1, 2 centimètre où il a trouvé des étranglements intervertébraux alternant avec des renflements vertébraux fusiformes (*loc. cit.*, p. 27, fig. XII, a.)

La figure b (*ibid.*) est trop schématique pour pouvoir être mise en parallèle avec notre figure 9. Les deux proviennent d'embryons de taille à peu près égale.

(2) SCHWANN, *Mikrosk. Untersuch.*, etc. Berlin, 1838, p. 11.

(3) W. MÜLLER, *Ueber den Bau der Chorda dorsalis* (Jena'sche Zeitschr. Bd. VI, 1871, p. 357.)

la cause dans les lacunes qui se forment entre les cellules placées dans l'axe de l'organe. C'est dans ce sens que j'admets la lumière centrale que His (1) y signale.

Le tissu périchordal est déjà différencié en un segment cartilagineux, ébauche de la future vertèbre, et une partie intervertébrale.

Le cartilage vertébral ne présente rien de particulier à l'étude. On y observe les transformations connues de ce tissu à mesure qu'on se rapproche du commencement de l'ossification. Lorsque la calcification de la substance fondamentale commence, on voit sur des coupes longitudinales les cellules de la partie moyenne augmentées de volume, et disposées régulièrement de chaque côté de la corde autour de laquelle le premier noyau d'ossification forme donc un anneau.

Le tissu intervertébral se distingue à première vue, et même à un faible grossissement par une diminution de la substance intercellulaire, correspondant par conséquent à une augmentation du nombre des cellules. Celles-ci se différencient dans la direction des cellules conjonctives. Elles sont allongées, fusiformes, leur grand axe se plaçant perpendiculairement à celui de la corde. La substance intercellulaire aussi commence à se montrer fibrillaire. Il y a d'ailleurs une transition insensible entre le tissu vertébral et intervertébral.

Un mot encore sur le tissu en contact immédiat avec la corde. Existe-t-il une gaine proprement dite, comme l'admettaient Robin (2) et W. Müller (5), ou bien y a-t-il simplement une lacune dans le cartilage pour le passage de la corde dorsale [Dursy (4)]. Ici encore il importe de distinguer la partie vertébrale et intervertébrale. Au niveau du corps de la vertèbre, il existe toujours autour de la portion correspondante de la corde et limitant celle-ci, un espace clair, nettement tranché en dedans,

(1) HIS, *Anatomie menschlicher Embryonen*. Leipzig, 1880, p. 68.

(2) ROBIN, *Mémoire sur l'évolution de la notocorde*, Paris 1868.

(5) *Loc. cit.*, p. 550.

(4) *Loc. cit.*, p. 19.

se confondant en dehors avec la substance fondamentale du cartilage, mais ayant un aspect moins homogène que celle-ci, se montrant même finement striée dans le sens longitudinal. On pourrait donc ici admettre une espèce de gaine en continuité avec la substance intercellulaire du cartilage. A la hauteur de l'espace intervertébral, au contraire, il n'est jamais possible de distinguer une gaine entourant la corde. Les éléments fusiformes touchent immédiatement à la ligne représentant la coupe optique de la lumière du canal qui renferme la portion intervertébrale de la corde. Cette disposition se vérifie aussi bien sur les coupes transversales que longitudinales. Sur les dernières en outre (v. fig. 1 et 9) on aperçoit déjà à ce moment, une tendance des éléments du tissu intervertébral à envahir le tissu de la corde dorsale. C'est le commencement d'un processus que nous verrons plus prononcé dans le stade suivant.

§ II.

Nous considérons comme un deuxième stade d'évolution, celui dans lequel la corde dorsale n'est plus continue dans tout son trajet, mais s'est fractionnée en segments correspondants aux subdivisions de la colonne. Ce sont les parties répondant aux espaces intervertébraux qui sont les plus développées. Il persiste toutefois encore, à ce degré de développement une partie vertébrale, beaucoup moins volumineuse, qui se soustrait à l'observation à mesure que le développement progresse.

Le renflement intervertébral de la corde, comme on sait, a généralement la forme d'un fuseau court, ou de deux cônes adossés par leur base. Nous avons déjà fait remarquer dans le stade précédent, l'absence de gaine et la tendance au fusionnement du tissu intervertébral avec celui de la corde. Ici nous pouvons observer ce phénomène de la manière la plus complète.

Chez les embryons humains, la masse bicône reste encore assez bien limitée, mais en plusieurs points et spécialement dans la portion la plus renflée, on voit des traînées des éléments conjonctifs du voisinage pénétrer dans le renflement de la

corde (fig. 6 et 8). C'est à la suite de ce processus que le volume de cette partie de la corde augmente d'une façon assez notable.

Chez les ruminants, nous avons toujours observé dans ce stade une dissociation complète de la corde qui ne présente plus son aspect de masse bicône, mais forme des réseaux protoplasmiques à noyaux multiples, séparés par les éléments du tissu intervertébral. La figure 11 montre un spécimen de ces réseaux qui ne sont pas sans analogie avec les cellules géantes (myélopaxes) de la moelle osseuse. Le protoplasme est granuleux les noyaux nettement distincts, elliptiques, ont de 8 à 10 μ dans leur plus grand diamètre. Ils ont une grande affinité pour les matières colorantes. Les figures 10, 12 et 14 montrent ces éléments en place dans l'espace intervertébral.

Il ne semble pas douteux que ces masses à noyaux multiples se trouvent en relation d'origine avec la corde; leur position, leur analogie avec les restes de la corde chez d'autres espèces (embryon humain, fig. 6;)— Chat [*Kölliker. Entwicklungsgesch.*, fig. 253]. On peut observer d'autre part, sur des sections transversales au niveau de l'espace chez des ruminants, tous les stades de transition entre des cellules typiques du cartilage hyalin, des cellules conjonctives typiques (noyau elliptique, reste de protoplasme aux deux pôles, lamelles à prolongements secondaires et à crêtes d'empreinte produites par les faisceaux de substance fondamentale), et les masses multinucléées que nous venons de décrire. La figure 15 montre la transformation des cellules conjonctives par prolifération de leurs noyaux, en cellules géantes. Entre celles-ci et celles représentées figure 11 occupant le centre de l'espace, il y a continuité immédiate. D'après cela, il y aurait une véritable assimilation des éléments de la corde et de ceux du tissu voisin au niveau de l'espace qui sépare deux vertèbres successives.

Les coupes sagittales 8 et 16 et la transversale 12 nous montrent en outre un détail dont je dirai un mot, bien qu'il ne paraisse être que d'une importance secondaire. Ces figures font voir en effet que l'irruption du tissu intervertébral dans la corde

se fait surtout par le côté dorsal (1). Chez l'homme, ce détail se vérifie dans les stades ultérieurs, le reste de la corde est refoulé vers la partie antérieure de l'espace.

Disons un mot maintenant de la portion vertébrale de la corde. Bien que présentant des signes évidents de métamorphose régressive, on peut encore, quand l'ossification de la vertèbre a déjà commencé, retrouver au centre de celle-ci un reste fusiforme de la corde dorsale, sous forme de réticule à noyaux. Il persiste peu de chose du protoplasma primitif des éléments. La cavité qui contient cette partie de la corde est limitée par une gaine en continuité avec la substance fondamentale du cartilage; elle se montre finement striée dans le sens longitudinal; en dehors de cette couche se trouve le tissu osseux de nouvelle formation. Aux deux extrémités du fuseau que représente le reste de la corde, le cartilage de la vertèbre traverse le noyau d'ossification et se montre ainsi sur une section (frontale ou sagittale) comme une colonnette (*Centralbalken* de Heiberg). J'ai représenté, figure 10^a, la partie moyenne du segment vertébral de la corde et le tissu environnant, constitué dans le voisinage immédiat par une couche de substance fondamentale, finement striée dans le sens longitudinal, et formant une espèce de gaine. Plus en dehors se trouve une couche de cellules cartilagineuses contenues dans leurs capsules; viennent ensuite la couche de tissu osseux de nouvelle formation et le tissu embryonnaire aux dépens duquel il se forme. Heiberg (*loc. cit.*, page 128) pense que le trabécule central s'ossifie par voie métaplastique. Je n'ai vu en aucun point une transformation directe de cellules cartilagineuses et de la substance fondamentale qui les entoure en tissu osseux. J'appellerai toutefois l'attention sur la marche insolite que suit le travail de l'ossification. Le trabécule central ne ressemble pas, en effet, aux travées directrices du cartilage dans l'ossification endochondrale. Celles-ci sont constituées seulement par la substance fondamentale imprégnée de sels calcaires. Ici

(1) Dans les figures 250 et 251 de l'embryologie de Kölliker, le renflement intervertébral de la corde est excavé du côté ventral (embr. de Lapin).

une couche de cellules se trouve interposée entre l'os de nouvelle formation et la substance fondamentale immédiatement en contact avec le reste de la corde dorsale.

La description que je viens de faire correspond à ce que j'ai trouvé chez les embryons de ruminants qui m'ont fourni les préparations les plus claires, mais l'existence du renflement vertébral de la corde n'en est pas moins évidente chez d'autres mammifères, comme le montrent les figures 2, 10, 16 (1).

Sur les coupes transversales, passant par le milieu du corps de la vertèbre, le reste vertébral de la corde se présente comme une masse fortement colorée (divisée quelquefois en 2 ou plusieurs masses secondaires) entourée d'un cercle clair (fig. 13). A un examen superficiel, on pourrait la confondre avec un espace médullaire, mais on reconnaît assez facilement l'aspect différent et surtout la disposition rayonnante des espaces et des trabécules cartilagineux autour de ce point central.

Si l'on compare une série de coupes successives, on voit le cercle de section de la corde se rétrécir à mesure qu'on s'éloigne du centre du corps de la vertèbre. Entre le noyau d'ossification et le tissu intervertébral, la corde a disparu; le seul indice de son passage est la disposition rayonnante des cellules cartilagineuses autour d'un point central dépourvu de cellules.

La persistance, au centre du corps de la vertèbre d'un segment fusiforme isolé du renflement intervertébral de la corde, me semble contraire à l'hypothèse de Löwe (*loc. cit.*, p. 604) admise également par Kölliker (*Entwick.*, p. 420), suivant laquelle les éléments de la corde seraient entraînés du centre de la vertèbre vers le renflement intervertébral : « *die Zellen der Chorda stauen sich an den starken rosenkranzförmigen Verdickungen der Zwischenwirbelscheibe gegen einander* » [Löwe]. Ce déplacement ne pourrait s'effectuer que vers les pointes du fuseau intervertébral qui s'effacent de plus en plus par les progrès de la croissance, et par conséquent paraissent rentrer dans la masse de ce renflement.

(1) Dans la figure 16 toutefois, le segment vertébral est encore en continuité avec le segment intervertébral.

§ III.

A mesure que l'ossification du corps de la vertèbre progresse, le segment vertébral de la corde diminue de volume. Bientôt il se soustrait complètement à l'observation et il ne reste plus de vestiges de l'organe que dans l'espace intervertébral. C'est ce que nous considérons comme un 3^e stade de l'évolution.

Au niveau du corps de la vertèbre, le reste fusiforme de la corde a disparu sans laisser de trace. Au centre du corps de la vertèbre où l'ossification est déjà assez avancée, il se trouve régulièrement une cavité médullaire beaucoup plus considérable que les autres (fig. 3), cavité signalée également par Heiberg. Cette cavité me semble être l'indice de la résorption du reste de la corde et probablement aussi du tissu qui l'entourait. Sur des coupes sagittales, on voit que cette cavité médullaire est en large communication avec le tissu sous-périchondral, par la partie postérieure (dorsale) du corps de la vertèbre. Il y a donc là une certaine analogie avec ce qui se passe au niveau de l'espace intervertébral. Par sa position, cette cavité représente le dernier vestige d'un espace inter-protovertébral.

Des modifications notables se sont passées dans la portion intervertébrale de la corde. L'accroissement du tissu conjonctif séparant les deux vertèbres ayant porté surtout sur la partie comprise entre le renflement de la corde et la face dorsale de la vertèbre, il en résulte que le reste de la corde est tout à fait reporté vers la partie antérieure de l'espace. Il se présente là sous la forme de masses irrégulières, séparées les unes des autres par la substance conjonctive intervertébrale qui envoie entre elles des prolongements. Il y a donc dissociation complète du reste de la corde.

Toutefois on distingue encore un espace biconne correspondant aux restes de l'organe. Des sommets des deux cônes partent des traînées de substance fondamentale qui s'enfoncent dans le cartilage, s'y ramifient et vont aboutir de part et d'autre au noyau d'ossification (fig. 3). Il n'y a pas d'éléments cellulaires dans ces traînées de substance fondamentale.

Chez les embryons humains, que nous avons surtout en vue dans la description qui précède, le disque intervertébral commence déjà à se présenter avec les caractères qu'on lui connaît plus tard (faisceaux conjonctifs entre-croisés, formant un feutrage serré, en continuité avec la masse fibreuse du périchondre). On y observe toujours la transition insensible entre les éléments conjonctifs et les cellules cartilagineuses de la vertèbre. La partie moyenne du disque paraît plus compacte que celles qui sont en contact immédiat avec les vertèbres, d'où résulte l'aspect d'un véritable ménisque inséré entre les surfaces vertébrales en regard.

On sait qu'il existe au centre du disque intervertébral complètement développé une masse gélatineuse (noyau pulpeux). Cette cavité ne provient pas exclusivement du développement de l'espace occupé par le renflement de la corde, mais elle résulte en majeure partie d'une modification spéciale que subit la substance fondamentale de la portion moyenne du disque. A un certain degré de l'évolution on peut voir, sur la même coupe sagittale, deux cavités, l'une dans la région antérieure correspondant à l'endroit où s'est trouvé le reste du renflement de la corde; l'autre postérieure, là où la portion moyenne du disque commence à subir sa modification spéciale (fig. 4). Cette transformation, progressant elle aussi d'arrière en avant, finit par envahir toute la partie centrale du disque.

La corde dorsale, tout en étant dissociée et refoulée dans la partie antérieure de l'espace intervertébral, ou du noyau pulpeux qui en occupe le centre, reste toutefois distincte, même après la naissance. La figure 5 représente une section sagittale de l'espace intervertébral (région lombaire) chez un enfant de 4 mois. On y voit très nettement la différence entre les restes de la corde et les parties provenant de transformations du tissu intervertébral. Les premiers, refoulés à la partie antérieure du noyau pulpeux, et se prolongeant même encore vers le corps des vertèbres par de courts appendices dirigés en arrière, forment des masses réticulées, à noyaux (fig. 5^a), interrompues par les faisceaux de substance fondamentale du tissu intervertébral; les secondes,

constituant la masse principale du noyau pulpeux, permettent d'étudier toutes les métamorphoses par lesquelles passent les éléments du tissu intervertébral (fig. 5^b). Nous avons déjà vu antérieurement que dans le tissu intervertébral on observe tous les types de transition entre les cellules cartilagineuses et conjonctives. La couche de tissu, immédiatement en contact avec le noyaux pulpeux du disque, présente, au point de vue de la forme des éléments et de la substance intercellulaire, tous les caractères du tissu conjonctif, comme on le rencontre dans les tendons, par exemple. Vers la cavité centrale, la substance intercellulaire, au lieu de représenter un feutrage serré, se dissocie, en formant un réseau à mailles élargies de plus en plus, à mesure qu'on se rapproche du centre. Les cellules, au lieu d'être intercalées entre les faisceaux fibrillaires, et disposées en séries, se placent par groupes dans les mailles du réticulum. Elles y subissent bientôt une dégénérescence spéciale qui les transforme en vésicules renfermant un liquide clair, et à ce stade se colorent en brun par l'iode. Les noyaux y sont encore visibles. Par les progrès de cette métamorphose, les vésicules se rompent, et leur contenu libre constitue la masse centrale liquide du noyau pulpeux. Il est probable que ce liquide visqueux est l'analogue de la synovie des cavités articulaires vraies.

Nous voyons ainsi chez l'homme persister encore après la naissance des restes distincts du renflement de la corde. Dans les premiers stades de l'évolution (fig. 6 et 8), il y a une tendance à la fusion directe entre les éléments de la corde et du tissu intervertébral; chez les ruminants, ce processus continue au point que bientôt il est impossible de distinguer l'origine des parties résultant de la transformation. Chez l'homme, le renflement de la corde est en fin de compte simplement dissocié, et il est probable que les fragments se résorbent sur place. L'assimilation des éléments des tissus en contact est donc incomplète chez l'homme, ce qui dépend peut-être de ce que l'activité formative des éléments de la corde est rapidement épuisée.

Chez les rongeurs (Lapin, Rat, Souris), l'assimilation des éléments de la corde et du tissu intervertébral paraît également

complète. Si nous comparons les figures 16 et 17, appartenant à des espèces voisines, nous voyons sur la première, répondant à un stade de développement moins avancé, le renflement de la corde échancré du côté dorsal par l'irruption du tissu intervertébral. Par suite du fusionnement, le tissu de la corde paraît désagrégé et la figure 17 montre le processus terminé, les éléments de la corde en continuité avec ceux du disque intervertébral. L'aspect général est modifié par la formation de vacuoles entre les éléments, mais l'ensemble conserve parfaitement la forme ovoïde du renflement de la corde. Chez le Lapin (que nous n'avons pas représenté ici), le renflement de la corde passe par un stade dans lequel les éléments dissociés sont groupés en cordons rappelant la disposition que nous avons décrite chez les ruminants. La formation de vacuoles entre les cellules s'accroissant davantage, toute la masse prend un aspect identique à celui qui est représenté figure 17.

§ IV.

Les recherches que j'ai faites sur l'évolution de la corde dorsale chez les oiseaux méritent à peine de figurer dans un chapitre spécial. Je n'ai examiné qu'une seule espèce : le Poulet, et encore un nombre assez restreint d'échantillons. Il est vrai, d'autre part, qu'il y a une grande uniformité dans le plan de structure de toute cette classe de Vertébrés ; c'est par ce motif que j'ai résumé ici les résultats obtenus.

Un stade de développement équivalent au premier que nous avons décrit chez les mammifères se rencontre chez l'embryon du Poulet au commencement de la deuxième semaine d'incubation (8^e, 9^e jour). A cette époque, les vertèbres sont préformées à l'état de cartilage et séparées les unes des autres par des traînées de substance intervertébrale formées par des éléments allongés, serrés les uns contre les autres, et indiquant par leur direction l'emplacement de la cavité articulaire qui n'existe pas encore.

La corde dorsale est encore continue; elle présente un renfle-

ment fusiforme au niveau des corps des vertèbres. Il y a également une dilatation au niveau de l'espace intervertébral. La partie moyenne de cet espace correspondant à la future fente articulaire présente une légère échancrure, surtout prononcée du côté dorsal. Il est donc inexact de dire que chez les oiseaux la corde présente un étranglement intervertébral; il y a en réalité, comme chez les mammifères, une dilatation; toute la différence, c'est qu'ici la partie moyenne de la dilatation s'étrangle par la prolifération du tissu intervertébral au niveau de la fente articulaire.

Köl liker, dans son *Traité d'embryologie*, signale également une double dilatation de la corde se produisant immédiatement en avant et en arrière de l'étranglement intervertébral; ce qui, en somme, correspond à la disposition que je viens de signaler.

Au niveau du corps de la vertèbre, la corde est limitée par une espèce de gaine formée par la substance fondamentale du cartilage, dépourvue de cellules, mais sans limite nette du côté de la périphérie.

On sait que l'ossification marche rapidement chez les oiseaux; la figure 19 représentant un point de la colonne identique à celui de la précédente, chez un Poulet du 1^{er} jour après l'éclosion, montre le corps des vertèbres déjà complètement envahi par l'ossification; du noyau central partent des espèces de bourgeons rayonnant dans tous les sens. On peut encore y distinguer le trajet suivi par la corde, mais l'organe lui-même s'est soustrait à l'observation, ou du moins ne se présente plus dans son aspect primitif. Entre deux vertèbres successives, s'est formée une cavité articulaire, au centre de celle-ci persiste un pont établissant la continuité entre les deux surfaces, c'est le *ligamentum suspensorium* (Jäger) correspondant au passage de la corde dorsale. Je n'y retrouve plus de restes de celle-ci. Au-dessus et au-dessous, on distingue très nettement toutefois une traînée cartilagineuse présentant un double renflement et dont les éléments ont une direction différente du reste du cartilage: ils sont allongés à grand diamètre parallèle à l'axe de la colonne. Ils résulteraient, d'après Gegenbaur (*loc. cit.*, page 56), de la transformation des cellules de la corde.

Malgré les divergences apparentes, il y a au fond une parfaite analogie entre l'évolution de la corde chez les mammifères et les oiseaux et probablement chez tout le groupe des Sauropsides. Après la segmentation définitive de la colonne, la corde présente à considérer un segment vertébral et intervertébral. Les parties de la corde reliant ces segments entre eux se rétrécissent et disparaissent les premières. Quant aux parties persistant à la suite de ce processus, le segment vertébral disparaît d'abord, et cela d'autant plus rapidement que le sujet occupe un rang plus élevé dans la série. Il n'en est pas moins vrai que, même chez l'homme, ce segment persiste encore quand l'ossification a déjà commencé.

Les transformations du segment intervertébral de la corde sont plus compliquées; cette complication paraît surtout en rapport avec les différences assez notables qui s'observent dans le mode d'articulation des corps de vertèbres. En thèse générale, on peut dire que le tissu intervertébral a de la tendance à envahir le tissu de la corde et à se fusionner avec lui; c'est donc l'évolution du premier tissu qui imprime la direction spéciale au processus.

Chez les mammifères, où la forme générale d'articulation est la symphyse, la différenciation du tissu intervertébral se fait sur un espace relativement étendu et par une transition insensible. Les restes de la corde se confondent avec le tissu intervertébral modifié, soit que celui-ci prédomine et dissocie simplement le renflement de la corde, soit qu'il y ait assimilation véritable des parties en contact.

Nous avons fait remarquer, et nous rappelons ici, que le noyau pulpeux du disque chez l'homme est constitué en majeure partie par la transformation du tissu intervertébral.

Quand les vertèbres se joignent par des articulations vraies, comme les oiseaux nous en fournissent des exemples, les transformations de la corde en sont naturellement influencées. Les coupes de la colonne cervicale d'embryons de Poulet nous montrent que la différenciation du tissu intervertébral ne porte que sur une mince couche de tissu correspondant à la cavité articu-

laire future. Quand la formation de la fente articulaire est achevée, on peut considérer le tissu intervertébral comme s'étant réparti également entre les deux vertèbres adjacentes formant la tête de l'une et la cavité articulaire de l'autre. Le ménisque et le *ligamentum suspensorium* sont les restes de la partie différenciée. Quant au renflement intervertébral de la corde, il s'est transformé en un trabécule cartilagineux encore distinct par la forme de ses éléments et la direction de la substance fondamentale, c'est-à-dire qu'ici encore, suivant la règle générale, il y a eu assimilation de cette partie avec le tissu du voisinage.

Nous concluons en disant que chez les Vertébrés supérieurs, la corde, avant de disparaître, se fractionne en segments vertébraux et intervertébraux successifs.

C'est dans les segments intervertébraux que semble se concentrer le reste d'activité de l'organe. Le principal phénomène dont ils sont le siège est leur envahissement par le tissu intervertébral, d'où résulte une assimilation plus ou moins complète avec les éléments en contact.

Les segments vertébraux ne se fusionnent pas avec le tissu ambiant, mais disparaissent sur place pendant l'ossification de la vertèbre, à la suite de l'irruption du tissu médullaire embryonnaire.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE XXIX.

Toutes les coupes sagittales sont disposées de telle manière que le côté dorsal de la vertèbre est placé à gauche du lecteur. — La longueur des embryons est mesurée, en ligne droite, du sommet de la tête à la base du coccyx.

Fig. 1. Embryon humain de 0^m,025. Section sagittale de vertèbre cervicale (Hartnack. s. 7, oc. 2).

Fig. 2. Embryon humain de 0^m,08, section frontale, de vertèbre lombaire (s. 5).

Fig. 3. Embryon humain de 0^m,12, section sagittale de vertèbre lombaire (s. 4).

Fig. 4. Embryon humain de 0^m,18, section sagittale de vertèbre lombaire (s. 2).

Fig. 5. Enfant du 4^{me} mois, section sagittale d'un disque intervertébral de la région lombaire (s. 2).

Fig. 5^a Partie de la figure précédente, correspondant à la région antérieure de la cavité du disque intervertébral, pour montrer le contact du reste de la corde avec le tissu du disque (s. 7).

Fig. 5^b Grossissement (s. 7) d'une partie de la figure 5, destinée à montrer la transformation du tissu intervertébral en noyau pulpeux du disque.

Fig. 6. Embryon humain de 0^m,08, section transversale par le milieu d'un espace intervertébral de la région dorsale; — fusion de la corde et du tissu intervertébral (s. 7).

Fig. 7. Même embryon humain, section transversale par le milieu du noyau d'ossification de la vertèbre. On voit la section du segment vertébral de la corde au centre, entouré par le cartilage calcifié (s. 7).

Fig. 8. Même embryon; — renflement intervertébral de la corde dorsale, section sagittale. — Invasion du tissu intervertébral se faisant par la partie dorsale (s. 7).

Fig. 9. Embryon de Vache de 0^m,03; — région lombaire de la colonne; section sagittale (s. 7).

Fig. 10. Embryon de Vache de 0^m,12; — région lombaire, section sagittale (s. 4).

Fig. 10^a. Grossiss. (s. 9) d'une partie du segment vertébral de la corde et du tissu environnant dans la figure précédente.

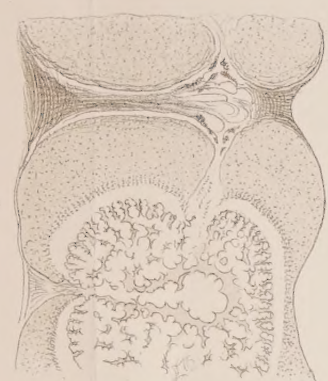
Fig. 11. Cellules multinucléées de la partie centrale du disque intervertébral chez un embryon de Vache de 0^m,25. — Dilacération dans l'acide osmique à $\frac{1}{400}$. — (s. 9.)



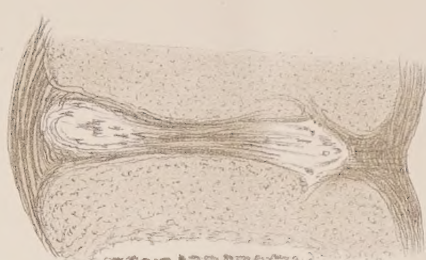
1



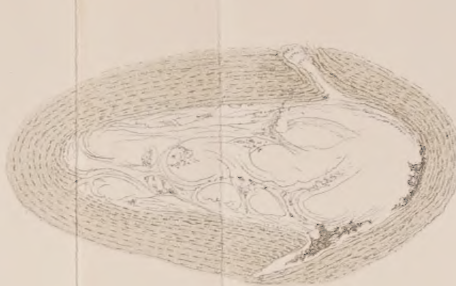
2



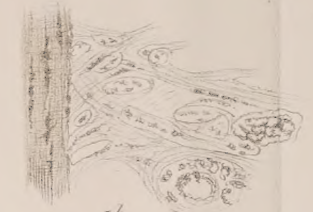
3



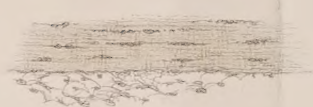
4



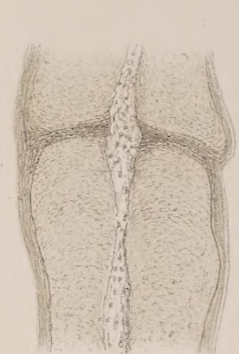
5



5b



5a



18



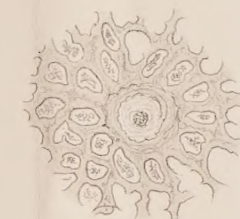
9



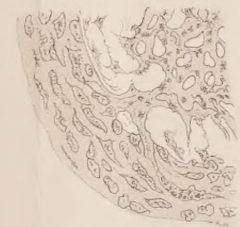
11



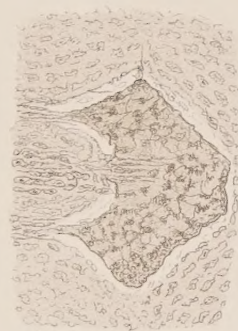
10



7



6



8



13



15



19



10a



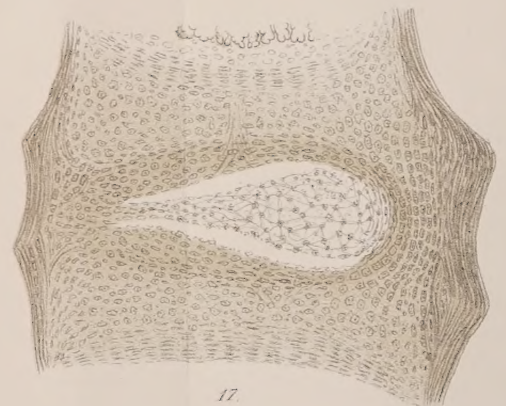
12



14



16



17

- Fig. 12. Section transversale par le milieu d'un espace intervertébral chez un embryon de Mouton de 0^m,20 (s. 7).
- Fig. 13. Embryon de Mouton de 0^m,15; section transversale par le milieu d'un corps de vertèbre en voie d'ossification; — section du segment vertébral de la corde (s. 7).
- Fig. 14. Embryon de Mouton de 0^m,20; région lombaire de la colonne; section frontale. — Les restes de la corde complètement dissociés par le tissu intervertébral (s. 7).
- Fig. 15. Éléments du disque intervertébral chez un embryon de Vache de 0^m,24. Coupe du tissu durci par l'acide picrique. — Transformation des cellules conjonctives en cellules à noyaux multiples (s. 12 imm.).
- Fig. 16. Embryon de Rat de 0^m,022; région dorsale de la colonne; section sagittale (s. 4).
- Fig. 17. Souris nouveau-née; — région dorsale de la colonne; section sagittale par un espace intervertébral (s. 5).
- Fig. 18. Embryon de Poulet; 8^e jour d'incubation; — région cervicale de la colonne; — section sagittale (s. 4).
- Fig. 19. Poulet, 1^{er} jour après l'éclosion, région cervicale de la colonne; section sagittale par l'articulation entre deux vertèbres (s. 4).



